

STRUCTURE DE L'ÉTAMINE CHEZ LES SCROFULARIACÉES,

PAR M. PH. VAN TIEGHEM.

Il est aujourd'hui bien démontré et universellement reconnu que les plantes dites naguère *Phanérogames* sont des Prothallées, à prothalles de deux sortes profondément inclus dans le corps adulte, en un mot, des Endoprothallées. Cette inclusion des deux prothalles rend ici l'union des deux gamètes qu'ils produisent pour former l'œuf aussi cachée, aussi difficile à observer que possible; d'où une contradiction flagrante avec le nom donné jusqu'à présent à ce groupe, qui oblige à le rejeter, comme je l'ai fait voir ici même dans une Note antérieure<sup>(1)</sup>.

Les *grains de pollen* de ces plantes sont donc autant de microdiodes, produisant chacune en germant un prothalle mâle; les *sacs polliniques* sont autant de microdiodanges; l'*anthère* est le limbe et le *filet* le pétiole d'une microdiodophylle; l'*étamine*, enfin, est cette microdiodophylle tout entière. Depuis que la valeur morphologique de l'étamine est ainsi mieux comprise, l'importance des diverses modifications de forme et de structure qu'elle subit suivant les plantes et le parti qu'on en peut tirer pour améliorer la Classification ont été de jour en jour plus appréciés. Aussi peut-on s'étonner que ces modifications ne soient pas encore aussi bien connues qu'elles mériteraient de l'être dans plusieurs familles même très vastes et très répandues. Pour aujourd'hui, je me bornerai à en examiner une seule à ce point de vue, et ce sera les Scrofulariacées.

Dans la fleur de ces plantes, l'étamine offre deux types de structure très différents, suivant que l'anthère y est dorsifixe, pendante, bifide et creusée de quatre sacs polliniques longitudinaux, en un mot tétrathèque, ce qui est le cas le plus fréquent, ou basifixe, dressée, entière et creusée seulement de deux sacs polliniques transversaux, en un mot dithèque, ce qui est le cas le moins fréquent. Étudions séparément ces deux dispositions, dans leur caractère général et leurs principales modifications.

1. *Type tétrathèque et ses principales modifications.* — Dans les Mûstiers (*Antirrhinum*), les Linaires (*Linaria*), les Mimules (*Mimulus*), le Paulovnier (*Paulownia*), les Rhinanthes (*Rhinanthus*), les Mélampyres (*Melampyrum*), etc., le filet de l'étamine porte, fixée à son extrémité par le sommet de sa face dorsale, une anthère pendante, bifide, en forme de fer à cheval à branches plus ou moins divergentes, dans chaque moitié de laquelle il envoie un rameau de sa méristèle bifurquée. Une coupe transversale de l'anthère faite au voisinage du sommet, dans la partie commune, y ren-

<sup>(1)</sup> PH. VAN TIEGHEM, La fleur dans les plantes vasculaires dites *Cryptogames* (*Bulletin du Muséum*, VIII, p. 106, février 1902).

contre quatre sacs polliniques, deux de chaque côté, tandis que, plus bas, chaque moitié séparée n'en renferme que deux. Chacun de ces sacs s'ouvre vers l'intérieur de la fleur par une fente longitudinale propre; mais les deux fentes d'un même côté sont tellement voisines, qu'elles simulent une fente unique. Vers le sommet, les deux paires de fentes se rapprochent, mais en demeurant bien distinctes jusqu'à la fin.

Dans les Digitales (*Digitalis*), les Maurandies (*Maurandia*), les Leucophylles (*Leucophyllum*), les Aptosimes (*Aptosimum*), etc., l'anthère offre la même forme et la même structure, avec cette différence que les paires de fentes, en se rapprochant au sommet, s'unissent et confluent en une double fente unique, en forme de fer à cheval, différence peu importante, car on l'observe non seulement entre genres voisins, mais entre espèces d'un même genre, comme on le voit, par exemple, chez les Véroniques (*Veronica*), les Calcéolaires (*Calceolaria*), etc.

Une série de modifications plus importantes, mais aussi plus cachées, résulte de la manière dont se comportent les deux sacs de chaque paire. Tantôt, en effet, ils n'offrent entre eux au dehors aucun sillon, mais sont séparés en dedans par une cloison, qui est mince et plane s'ils ont une section transversale ovale, comme dans les Mûlliers, les Linaires, les Véroniques, les Chélonas, etc., qui est épaissie et fortement bombée en son milieu s'ils ont une section transversale arquée en fer à cheval, comme dans les Digitales, etc. Tantôt, au contraire, ils sont séparés en dehors par un sillon profond et n'offrent entre eux en dedans aucune cloison; alors aussi ils peuvent avoir une section transversale ovale, comme dans les Torénies, etc., ou arquée autour d'une bosse fortement saillante, comme dans le Paulownier, etc. Que les deux sacs d'une même paire soient séparés par une cloison interne ou par un sillon externe, ils s'ouvrent d'ailleurs chacun pour son compte par une fente longitudinale, mais les deux fentes sont tellement rapprochées, de chaque côté de la cloison dans le premier cas, au fond du sillon dans le second, qu'elles simulent une fente unique.

Enfin une autre modification, particulièrement intéressante, comme on le verra tout à l'heure, résulte de ce que, dans certaines de ces plantes, l'une des moitiés de l'anthère, avec la paire de sacs qu'elle renferme, s'atrophie et demeure stérile, comme dans les Harveys (*Harveya*), les Sopubias (*Sopubia*), les Centranthères (*Centranthera*), etc., ou même avorte complètement, comme dans les Cycnes (*Cycnium*), les Striges (*Striga*), les Buchnères (*Buchnera*), les Zaluzianskies (*Zaluzianskia*), etc., ne laissant à l'étamine que deux sacs polliniques longitudinaux, situés d'un seul côté du filet, ce qui la rend asymétrique. Dans ces divers genres, l'étamine devient donc ditthèque par avortement.

Ce premier type, auquel se rattachent le plus grand nombre des genres et où l'étamine diffère peu, après tout, de sa conformation ordinaire et banale, a été, naturellement, reconnu de tout temps par les botanistes descripteurs.

Admettant pour vrai que les deux sacs d'une même paire confluent en une seule cavité, en une seule *loge*, par la destruction de la cloison qui les sépare, et que cette cavité, cette *loge*, s'ouvre ensuite par une seule fente située vis-à-vis de la cloison disparue, deux erreurs qui sont encore aujourd'hui très répandues malgré les efforts faits à plusieurs reprises pour les corriger <sup>(1)</sup>, ils ont pris, comme on sait, et conservé la mauvaise habitude de dire *biloculaires* les anthères à quatre sacs polliniques, *uniloculaires* les anthères à deux sacs. Ils décrivent donc tous l'anthère d'un Mûllier, d'une Linaire, d'un Mimule, etc., comme biloculaire à deux loges séparées au sommet, celle d'une Digitale, d'une Maurandie, d'un Leucophylle, etc., comme biloculaire à deux loges confluentes au sommet, et prennent grand soin, dans la définition des genres, de distinguer ces deux cas. Ils ont bien vu aussi, dans certains genres, l'atrophie, et, dans d'autres, l'avortement complet d'une des loges de l'anthère, qui devient par là uniloculaire.

L'étude de ce premier type ne nous apprend donc pas grand'chose de nouveau, mais elle était nécessaire à l'intelligence du second.

2. *Type dithèque et ses principales modifications.* — C'est tout autrement que l'étamine est conformationnée dans les Scrofulaires (*Scrophularia*), genre type de la famille, dans les Molènes (*Verbascum*), les Celsies (*Celsia*), les Chénostomes (*Chænostoma*), les Manulées (*Manulea*), les Némésies (*Nemesia*), les Limoselles (*Limosella*) et bon nombre d'autres genres. Le filet s'y prolonge au sommet en un limbe arrondi et réniforme, dont le bord supérieur est entier, épaissi et creusé de deux sacs polliniques transversaux, plus ou moins arqués en fer à cheval. Les coupes longitudinales tangentielles montrent que ces sacs sont à tout âge simples et continus d'un bout à l'autre. Sur les coupes longitudinales médianes, on voit qu'ils n'ont ordinairement pas de sillon entre eux au dehors, mais sont séparés en dedans par une cloison, tantôt plane si leur section transverse est ovale, comme dans les Chénostomes, etc., tantôt fortement bombée de chaque côté si leur section transverse est arquée et semi-lunaire, comme dans les Molènes, les Celsies, les Scrofulaires, les Némésies, etc. Ils s'ouvrent, chacun pour son compte, de part et d'autre de la cloison, par deux fentes très rapprochées simulant une fente unique, qui est longitudinale pour eux, mais transversale pour l'étamine dont ils occupent le sommet.

En résumé, dans tous ces genres, l'anthère est basifixe, dressée, entière, dithèque à sacs transversaux.

Tel qu'on vient de le caractériser, ce second type a été jusqu'ici totale-

(1) Voir sur ce point, Ph. VAN TIEGHEM, Observations sur la structure et la déhiscence des anthères des Loranthacées, suivies de remarques sur la structure et la déhiscence des anthères en général (*Bulletin de la Société botanique de France*, XLII, p. 363, 1895) et *Éléments de botanique*, 3<sup>e</sup> édition, 1, p. 353, 1898.

ment méconnu comme tel par les botanistes descripteurs. Tous, en effet, s'accordent à décrire l'anthère des Molènes, des Scrofulaires, des Limoselles, des Chénostomes, etc., comme biloculaire à loges confluentes au sommet, ou, ce qui revient au même, comme uniloculaire par confluence apicale des deux loges. Suivant eux, ces divers genres ne différeraient donc pas, à ce point de vue, de ceux de notre premier type où, comme dans les Digitales, par exemple, les fentes qui ouvrent les deux paires de sacs confluent en effet en une seule au sommet. Il y a là, dans cette confluence supposée et qui n'existe pas, une erreur, qui est grave, puisqu'elle supprime la question, et que la présente Note a pour principal objet de dissiper. Qu'on ignore encore aujourd'hui comment est faite exactement l'anthère d'une Molène ou d'une Scrofulaire, c'est à peine croyable et c'est pourtant la vérité.

S'il est possible, comme nous allons maintenant l'essayer, de rattacher le second type au premier, ce sera par une voie bien différente et beaucoup plus indirecte.

3. *Comment le second type dérive du premier.* — Bien qu'il s'en montre, au premier abord, très différent, on peut se demander si le second type d'étamine ne pourrait pas tout de même être, de quelque façon, rattaché au premier. La famille des Scrofulariacées étant par ailleurs très homogène, il y a tout lieu de croire que les recherches dans ce sens aboutiront à un résultat satisfaisant.

A cet effet, rappelons d'abord l'existence, dans le premier type, d'un certain nombre de genres où, par avortement complet d'une moitié de l'anthère, l'étamine est devenue dithèque, à sacs longitudinaux disposés sur l'un des flancs du filet, ce qui la rend asymétrique et unilatérale.

Remarquons ensuite que, dans les Chénostomes, si les deux grandes étamines sont conformées comme il a été dit plus haut, il n'en est pas de même des deux petites. Celles-ci ont leur anthère rabattue latéralement sur le flanc du filet qui regarde l'étamine symétrique, de manière à ressembler aux étamines du premier type dont une moitié d'anthère a subi un avortement total.

D'autre part, si, dans les Molènes de la section *Lychnite* (*Lychnitis*), les cinq étamines ont toutes, en effet, l'anthère réniforme et terminale, dans les espèces de la section *Thapsus* (*Thapsus*), les trois petites sont seules ainsi conformées, les deux grandes ayant leurs anthères situées latéralement sur les flancs en regard de leurs filets. Enfin, dans les Celsies, qui ne diffèrent, comme on sait, des Molènes que par l'avortement complet de l'étamine médiane, les deux grandes étamines ont aussi chacune, dans la fleur épanouie, leur anthère attachée latéralement sur le flanc du filet qui regarde l'étamine symétrique, tandis que, dans le bouton, le filet recourbe en dehors son extrémité, de manière que l'anthère unilatérale, devenue ainsi réniforme, paraît portée transversalement à son sommet.

Plusieurs genres du second type offrent donc, dans une partie de leurs étamines, la conformation unilatérale et asymétrique qui caractérise, dans le premier type, les genres où une moitié de l'anthère a complètement avorté. Dès lors, pour ramener le second type au premier, il suffit d'admettre d'abord que l'avortement de la moitié de l'anthère située sur le flanc externe du filet y est constant, puis que la moitié subsistante, attachée au flanc interne, remonte le long du filet pour s'établir transversalement à son sommet, en forme de chapeau de gendarme, de manière à rendre à l'étamine tout entière sa symétrie bilatérale. Ce petit déplacement explique, en effet, à la fois le contour réniforme de l'anthère et la transversalité des deux sacs polliniques qu'elle renferme et de la double fente qui les ouvre.

Par ces deux modifications successives, le second type se trouverait donc dériver du premier, et la fleur reprendrait ainsi l'unité de composition que l'on doit s'attendre à y rencontrer dans toute famille aussi homogène que celle dont il est ici question.

4. *Application au groupement des genres.* — Après avoir distingué de la sorte les principales modifications de structure que subit l'étamine chez les Scrofulariacées, on peut se demander jusqu'à quel point il est possible de les utiliser pour le groupement des genres de cette famille.

Si l'on admet, comme il a été dit plus haut, que l'anthère réniforme à deux sacs transversaux dérive, par un avortement suivi de déplacement, d'une anthère à quatre sacs longitudinaux, il faudra tout d'abord mettre d'un côté tous les genres à anthère complète, de l'autre tous les genres à demi-anthère, que celle-ci soit longitudinale et unilatérale dans une étamine asymétrique, ou transversale et terminale dans une étamine redevenue symétrique. Les quelques genres où l'une des moitiés de l'anthère, plus petite que l'autre, est plus ou moins atrophiée, seront maintenus dans le premier groupe, où ils feront transition vers le second.

La famille se trouvera partagée ainsi en deux sous-familles, qu'on pourra nommer respectivement les *Holanthérées*, à anthère entière complète, et les *Hémianthérées*, à anthère incomplète par avortement, à demi-anthère.

Chacun de ces groupes primordiaux pourra être ensuite subdivisé d'après le mode de séparation des deux sacs d'une paire, suivant qu'elle a lieu par un sillon externe ou par une cloison interne, et d'après la forme de la section transverse de chaque sac, suivant qu'elle est ovale ou arquée autour d'une bosse de tissu stérile. Ce qui donnera, pour chacun d'eux, quatre groupes secondaires. Dans chacun des groupes secondaires provenant du partage du premier groupe primordial, on pourra faire intervenir encore l'indépendance ou la confluence au sommet des doubles fentes longitudinales de débiscence, ce qui en doublera le nombre.

Sans y insister davantage, il suffit d'avoir indiqué ici le principe de cette classification.

5. *Résumé.* — En résumé, chez les Scrofulariacées, et c'est ce qui fait, à ce point de vue, l'intérêt propre de cette vaste famille, l'étamine, tout en étant partout essentiellement tétrathèque, se présente, suivant les genres, sous trois aspects différents. Tantôt, et le plus souvent, elle est complète et à symétrie bilatérale. Tantôt, par simple avortement total d'une moitié de l'anthère, elle devient dithèque, à sacs polliniques longitudinaux situés tous deux du même côté du filet, ce qui la rend unilatérale et asymétrique. Tantôt, enfin, à ce même avortement s'ajoute un déplacement vers le haut de la demi-anthère subsistante, qui la rend terminale à sacs polliniques transversaux et restitue à l'étamine une nouvelle symétrie bilatérale.

6. *Il y a deux sortes d'étamines dithèques.* — Cette sorte de dithécie, provoquée par l'avortement total d'une des moitiés d'une anthère tétrathèque, qui rend l'étamine asymétrique, se retrouve çà et là en dehors de la famille des Scrofulariacées, mais seulement, et l'on voit bien pourquoi, chez des plantes ayant, comme elles, la fleur zygomorphe. Les Sélagacées, par exemple, que certains auteurs incorporent, il est vrai, purement et simplement aux Scrofulariacées, l'offrent dans tous leurs genres. Elle est constante aussi dans les Marantacées et les Cannacées, parmi les Monocotylées. Ailleurs, on ne l'observe que dans certains genres, comme les Sauges (*Salvia*), par exemple, chez les Labiées. Mais nulle part, semble-t-il, on n'y rencontre ce déplacement consécutif de la demi-anthère subsistante, et ce retour de l'étamine à la symétrie bilatérale que nous ont offerts les Scrofulaires, les Molènes, etc., chez les Scrofulariacées.

Il faut d'ailleurs soigneusement éviter de confondre cette dithécie unilatérale avec une dithécie bien différente, qui caractérise plusieurs autres familles, comme les Épacridacées, les Asclépiadacées, etc., parmi les Stigmatées, comme les Abiétacées, etc., parmi les Astigmatées. Là, l'anthère ne produit réellement, de chaque côté de sa ligne médiane, qu'un seul sac pollinique, et l'étamine conserve, en conséquence, sa symétrie bilatérale. Là, c'est une dithécie vraie, essentielle, primitive, et non une dithécie fautive, accidentelle, consécutive, comme celle dont il a été question dans ce qui précède.

Il ne suffit donc pas, pour caractériser sous ce rapport un genre, une tribu, une famille, de dire que l'étamine y est dithèque; il faut encore expliquer comment elle l'est, si elle l'est essentiellement, avec symétrie bilatérale, ou si elle l'est devenue par suite d'avortement partiel, avec unilatéralité et asymétrie.